195
9

L'OVOGÉNÈSE

ET LA

FÉCONDATION CHEZ LES ANIMAUX

PAR

LE DOCTEUR F. HENNEGUY
Préparateur du cours d'embryogénie Collège de France.

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS OF ENGLAND
LIBRARY

Extrait des *Archives de Tocologie*.

PARIS
ADRIEN DELAHAYE ET E. LECROSNIER, ÉDITEURS
Place de l'École-de-Médecine

1884

P

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS LIBRARY

L'OVOGÉNÈSE

ET LA

FÉCONDATION CHEZ LES ANIMAUX

L'origine des éléments sexuels, de l'œuf et du spermatozoïde, l'union de ces éléments au moment de la fécondation et l'apparition de l'embryon dans l'œuf fécondé sont, parmi toutes les questions embryogéniques, celles qui, depuis quelques années, ont donné lieu au plus grand nombre de recherches et ont été l'objet des mémoires les plus importants. Les progrès de nos connaissances sur les premiers phénomènes du développement des animaux sont intimement liés à ceux qui ont été réalisés récemment sur la structure et la multiplication des cellules. La plupart des embryogénistes s'accordent, en effet, aujourd'hui, pour considérer l'œuf de tout animal, aussi bien l'œuf élémentaire d'une méduse que l'œuf volumineux et complexe de la poule, comme une simple cellule, l'enveloppe de l'œuf, chorion ou membrane vitelline, représentant la membrane de la cellule, le vitellus correspondant au protoplasma, la vésicule et la tache germinatives étant le noyau et le nucléole de la cellule-œuf.

La segmentation répétée du contenu de l'œuf, qui transforme cet organisme élémentaire en un embryon, suit, dans ses traits essentiels, le même processus que la multiplication d'une cellule quelconque des tissus d'un

être organisé. Cependant, l'évolution de l'œuf présente certains caractères qui lui sont propres, et qui la différencient de celle des autres cellules. Il nous serait impossible de passer ici en revue, même très brièvement, tous les travaux qui ont été publiés sur cet intéressant sujet : un volume ne suffirait pas. Aussi, nous bornerons-nous à indiquer sommairement les principaux résultats qui paraissent être acquis aujourd'hui à la science, et les théories les plus importantes auxquelles ils ont donné lieu. Nous insisterons plus particulièrement sur l'ovogénèse, la maturation et la fécondation de l'œuf.

Depuis les belles recherches de Waldeyer (1870), on sait que les œufs se différencient de très bonne heure parmi les autres cellules embryonnaires ; ils apparaissent chez le poulet au quatrième jour de l'incubation, sous forme d'éléments arrondis, plus grands que les cellules voisines, au milieu de l'épithélium cylindrique qui recouvre la surface du corps de Wolff. Cette origine des ovules primordiaux aux dépens de l'*épithélium germinatif* (Waldeyer) a été confirmée par un grand nombre d'observateurs, dans toutes les classes de vertébrés. Mais, chez un certain nombre d'invertébrés, on a pu aller plus loin, et assister à l'apparition des éléments sexuels, à une époque encore moins avancée du développement de l'embryon.

Chez un ver marin, le *Sagitta*, Bütschli et O. Hertwig ont vu les organes génitaux se séparer de l'endoderme, sous forme de deux grosses cellules, à la fin de la segmentation, au moment où l'embryon n'est encore qu'à l'état de gastrula. Chez un crustacé, le *Moina rectirostris*, Grobben a pu distinguer, avant même la fin de la segmentation, un groupe de cellules, qui se transforment plus tard en ovules du futur animal. Enfin, chez un insecte, le *Chironomus*, Balbiani a suivi toute la transformation en éléments sexuels de cellules particulières, appelées improprement *globules polaires*, qui se séparent de la surface du vitellus par bourgeonnement, avant toute trace de segmentation. Ces cellules rentrent ensuite dans le vitellus et viennent occuper la place des futurs organes génitaux. Dans ce cas, on voit que la formation des organes reproducteurs précède celle de l'embryon lui-même sous sa forme rudimentaire, le blastoderme. Nussbaum aurait constaté un fait semblable chez la grenouille. Pour lui, l'œuf ne dérive d'aucun feuillet embryonnaire, il se différencie dès le début de la segmentation ; les éléments sexuels destinés à propager l'espèce n'appartiendraient donc pas à l'individu, puisqu'ils se forment avant lui ; ils pénétreraient dans son intérieur et con-

tinueraient à s'y développer, pour ainsi dire, comme des parasites.

Que l'ovule provienne, soit de l'épithélium germinatif du corps de Wolff, soit d'éléments embryonnaires beaucoup moins différenciés, soit enfin de l'œuf lui-même avant la formation de l'embryon, il est finalement situé dans le tissu de l'ovaire et s'y trouve entouré, chez presque tous les animaux, par une ou plusieurs couches de cellules plus petites, dont l'ensemble constitue un follicule ovarien, ou follicule de Graaf. Les auteurs sont loin d'être d'accord sur la nature et l'origine de ces éléments folliculaires.

Pour Waldeyer et la plupart des embryogénistes, les cellules du follicule viennent de l'épithélium germinatif et s'invaginent dans le stroma de l'ovaire, en même temps que les ovules primordiaux. Kölliker et Rouget pensent, au contraire, que ces éléments proviennent des cordons cellulaires envoyés par les canalicules du corps de Wolff dans le tissu ovarien. His et Foulis font dériver les cellules folliculaires du tissu conjonctif même de l'ovaire. Quelle que fût l'opinion qu'on adoptât, l'origine extra-ovulaire des éléments folliculaires paraissait bien établie, lorsque des recherches récentes d'observateurs très distingués sont venues bouleverser complètement les idées acceptées jusqu'à présent par les anatomistes. En 1877, Fol avança le premier que les cellules folliculaires, chez les ascidies, proviennent de l'œuf lui-même, qu'elles prennent naissance l'une après l'autre dans l'intérieur du vitellus, pour venir successivement sortir à la surface, et se disposer en une couche continue tout autour de l'ovule ; il montra de plus, que le noyau de ces cellules provient de la vésicule germinative par bourgeonnement.

Trois ans plus tard, Nussbaum, en étudiant l'ovogénèse chez la grenouille, vit que le noyau des jeunes ovules se segmente en un grand nombre de fragments, dont l'un devient la vésicule germinative, et les autres émergent hors de l'œuf pour constituer les cellules du follicule. Cadiat et Iwakava, le premier chez la brebis et la chatte, le second chez les batraciens, arrivèrent à la même conclusion ; enfin, plus récemment, Roule, Sabatier, Balbiani, et Van Bambeke, confirmèrent les faits établis par leurs devanciers.

Mais tandis que, avec Fol, Roule, pour les tuniciers, Balbiani pour les myriapodes, font provenir de la vésicule germinative les noyaux des cellules folliculaires, Sabatier admet, au contraire, que ces noyaux prennent naissance par génération endogène dans le vitellus, autour de la vésicule germinative. Quoi qu'il en soit, les faits découverts par Fol, en

opposition avec les idées reçues jusqu'ici, sont maintenant corroborés par les recherches de plusieurs habiles observateurs. Il est probable que ces nouvelles notions sur l'origine des éléments folliculaires seront bientôt étendues à un plus grand nombre d'animaux, et pourront être généralisées.

L'existence dans l'œuf d'éléments nucléaires autres que la vésicule germinative n'est cependant pas un fait nouveau. Balbiani avait depuis longtemps attiré l'attention des biologistes sur un corps particulier qui avait été signalé, dès 1845, par von Wittich, dans l'œuf des araignées, puis par Siebold, Carus, Leydig, Leuckart, etc., mais dont on ignorait complètement l'origine et la signification. Carus avait donné à ce corps le nom de *noyau vitellin* (Dotterkern); Milne-Edwards l'appela plus tard *vésicule embryogène*, et beaucoup d'auteurs le désignent avec raison sous le nom de *vésicule de Balbiani*. Le savant professeur du Collège de France montra, en effet, que cet élément est une cellule, et que sa présence dans l'œuf est presque constante; il l'observa chez les araignées, les myriapodes, un grand nombre d'insectes, certains crustacés et quelques mollusques; parmi les vertébrés, chez beaucoup de poissons osseux, la raie, la grenouille rousse, le crapaud, le lézard; plusieurs oiseaux; la vache, la chatte, la chienne, etc., et enfin chez la femme. Cette vésicule renferme un noyau, avec un nucléole autour duquel le protoplasma se dispose de façons différentes, suivant les espèces: tantôt il est formé de couches lamelleuses concentriques, tantôt d'une masse granuleuse, le plus souvent d'une masse claire et homogène. C'est autour de cette cellule que se forment les éléments du germe, ainsi qu'on l'observe très bien chez la grenouille rousse et les araignées.

Lors de ses premières recherches, Balbiani crut que la vésicule embryogène était une cellule épithéliale du follicule ovarien, qui pénétrait dans l'œuf en refoulant le vitellus, et exerçait une sorte de préfécondation de l'œuf, ayant pour résultat la formation du germe. Dans certains œufs, il avait constaté la présence de plusieurs noyaux vitellins, auxquels il attribuait aussi une origine extra-ovulaire. Le même auteur a reconnu depuis, d'après ses observations sur les myriapodes, que le noyau vitellin n'est qu'une des cellules du follicule, qui s'est différenciée au sein du vitellus, et qui est restée dans l'œuf, tandis que les autres ont émigré à la périphérie. La plupart des biologistes qui avaient contesté les assertions de Balbiani, relativement à la nature, et même à l'exis-

tence de la vésicule embryogène, les confirment aujourd'hui : l'origine épithéliale de cette vésicule doit seule être abandonnée.

L'œuf, avons-nous dit, est une cellule, mais une cellule dont l'évolution présente certains phénomènes qui lui sont propres. Les faits que nous venons de rapporter viennent déjà à l'appui de cette opinion. Les histologistes savent fort bien, en effet, qu'un certain nombre de cellules possèdent plusieurs noyaux, mais jusqu'à présent on n'a pas encore vu ces éléments se comporter comme les noyaux intra-vitellins, ni jouer un rôle analogue à celui de la vésicule embryogène.

Les phénomènes qui se passent dans l'œuf au moment de sa maturation, bien qu'ayant des relations intimes avec ceux qui ont été étudiés dans d'autres cellules, offrent cependant un caractère spécial, qui différencie aussi nettement l'œuf des autres éléments histologiques. Pour mieux faire saisir les ressemblances et les différences qui existent entre ces phénomènes, nous rappellerons en quelques mots les données que nous possédons aujourd'hui sur la multiplication des cellules.

Jusque dans ces dernières années, les histologistes admettaient, avec Remak, que lorsqu'une cellule se multiplie par voie de division, elle commence par s'allonger, ainsi que son noyau ; celui-ci s'étrangle vers sa partie moyenne et se sépare en deux moitiés ; puis la scission de la cellule se produit, et deux nouvelles cellules renfermant chacune un noyau sont constituées aux dépens de la première. Ce processus était des plus simples ; mais les recherches d'Auerbach, Bütschli, Strasburger, Fol, Hertwig, Balbiani, Flemming, et de tant d'autres observateurs, ont montré que si telle est quelquefois la marche du phénomène, le plus souvent il est beaucoup plus complexe, et s'accompagne de changements importants, qui se passent dans le noyau et dans le protoplasma.

Lorsqu'une cellule va se diviser, on voit apparaître dans le protoplasma, en deux points opposés qui correspondent aux deux pôles du noyau, des lignes claires très fines, qui constituent en divergeant, deux sortes d'étoiles ou de soleils, ou, comme on dit, deux *asters*. En même temps, des modifications s'observent du côté du noyau. Le contenu de celui-ci est constitué généralement par un réseau de granulations placées bout à bout en forme de chapelet, et se colorant fortement par les réactifs colorants, tandis que la substance semi-fluide dans laquelle est plongé le réseau demeure incolore. Le réseau colorable, formé, d'après Flemming, d'une substance particulière, la *chromatine*, subit une sorte de disloca-

tion ; il se fragmente en un grand nombre de filaments ou de bâtonnets plus ou moins flexueux, et généralement courbés en forme de V. La membrane du noyau disparaît ; les rayons des asters pénètrent dans l'espace occupé par le noyau, et les filaments de chromatine, comme repoussés par ces rayons, viennent se disposer, en une ou plusieurs rangées, au point où les rayons des asters se rejoignent, et constituent une sorte de *plaque équatoriale*, disposée perpendiculairement au grand axe de la cellule. Il en résulte une figure fusiforme, terminée à ses deux extrémités par un aster : c'est le *fuseau nucléaire* des auteurs avec son *amphiaster*. Bientôt, les éléments de la plaque équatoriale se séparent en deux rangées, qui suivent en sens contraire les filaments du fuseau, et se dirigent chacune vers le centre de chacun des asters. Là, ces filaments se soudent bout à bout, de manière à reconstituer un réseau, qui s'entoure ensuite d'une membrane et devient un nouveau noyau. En même temps, le corps de la cellule s'étrangle, se divise en son milieu, de manière à donner naissance à deux nouvelles cellules. Tel est, pour ainsi dire, le schéma de la division d'une cellule (1). Nous avons négligé, en effet, dans ce résumé trop succinct, un grand nombre de détails intéressants, sur lesquels, du reste, les auteurs ne sont pas encore tout à fait d'accord, et dont l'exposé nous entraînerait trop loin.

Voyons maintenant quels sont les phénomènes qui s'observent dans l'œuf au moment de sa maturité, lorsqu'il devient apte à être fécondé.

La plupart des biologistes, entre autres Remak, Coste, Kölliker, Bischoff, Milne-Edwards, Robin, etc., admettaient que la vésicule germinative disparaît dans l'œuf avant la fécondation, et que son contenu se mêle au vitellus. L'œuf mûr, d'après ces auteurs, serait donc réduit à une simple masse de protoplasma, avec ou sans enveloppe, suivant les animaux : il ne serait plus alors comparable à une cellule, et deviendrait, pour employer l'expression de Hæckel, un *cytode*, c'est-à-dire une cellule sans noyau. Pour ces mêmes auteurs, le premier noyau de segmentation apparaîtrait spontanément dans l'œuf, après la fécondation ; ce serait un élément de nouvelle formation. Cependant, déjà anciennement, Jean Müller, Leydig, Gegenbaur, Leuckart, se basant plutôt sur des idées théoriques que sur l'observation, pensaient que la

(1) On donne le nom de *division indirecte* à la division cellulaire qui s'opère suivant ce schéma. La *division directe* est celle qui se fait par simple étranglement du noyau et de la cellule.

vésicule germinative persistait dans l'œuf au moment de la maturité, et devenait plus tard le premier noyau de segmentation.

Derbès, le premier, en 1847, en étudiant la fécondation chez l'oursin, avait cru voir que la vésicule germinative ne disparaissait pas entièrement, et que sa tache germinative se transformait en noyau de segmentation; mais de longues années devaient encore s'écouler avant que les embryogénistes fussent fixés sur le sort de la vésicule germinative. Ce n'est, en effet, qu'à partir de 1875, depuis les recherches de Bütschli, O. Hertwig, Ed. Van Beneden, Fol, etc., que l'on sait d'une façon à peu près certaine ce que devient cette vésicule.

C'est surtout dans l'œuf des échinodermes, de l'oursin et de l'étoile de mer, que la transformation de la vésicule germinative a été le mieux étudiée.

Lorsque l'œuf quitte l'ovaire, la vésicule germinative, qui présente un volume assez considérable, occupe une position excentrique, voisine de la périphérie du vitellus. Bientôt elle se plisse et perd ses contours réguliers; sa membrane disparaît. A la place de la vésicule on ne voit plus qu'une tache claire, ou un ensemble de taches diffuses; la tache germinative cesse aussi d'être visible. En traitant l'œuf par certains réactifs, qui rendent le vitellus moins transparent, on fait alors apparaître en ce point un amphiaster avec le fuseau. La présence de cet amphiaster indique qu'une division de noyau se prépare, et ce noyau c'est la vésicule germinative. L'amphiaster, d'abord parallèle à la surface du vitellus, lui devient perpendiculaire; l'une de ses extrémités, entourée d'une petite masse de protoplasma vitellin, fait saillie à la surface de l'œuf, sous forme d'une petite protubérance, dans laquelle passe une moitié de la plaque équatoriale; l'autre moitié reste dans l'œuf. Finalement, la protubérance devient une petite masse arrondie, reliée au vitellus par un étroit pédoncule qui se rompt, et met en liberté une sphérule protoplasmique, qui n'est autre qu'un *globule polaire*. Un autre globule polaire prend naissance de la même manière, aux dépens d'un second amphiaster qui apparaît à la place du premier.

La partie du second amphiaster qui est restée dans l'œuf se transforme en un nouveau noyau qui reste entouré de lignes claires, rayonnantes, et ne tarde pas à quitter la périphérie du vitellus pour se diriger vers le centre; ce nouveau noyau, reste de la vésicule germinative à la suite de la division répétée qui a donné naissance aux globules polaires, est le

noyau de l'œuf ou *pronucléus femelle*, qui joue un rôle important, comme nous le verrons, au moment de la fécondation.

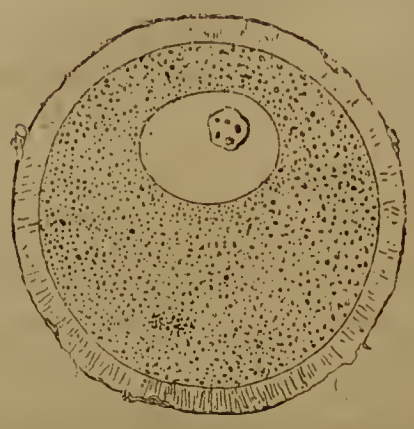

Fig. 1.

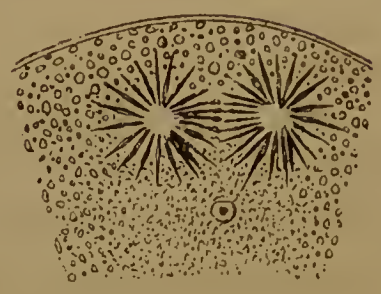

Fig. 2.

Fig. 3.

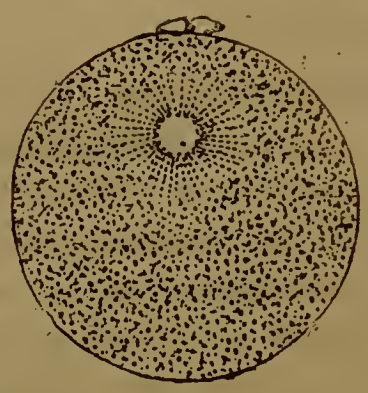

Fig. 4.

Fig. 1. Œuf mûr d'étoile de mer (*Asterias glacialis*) entouré d'une couche mucilagineuse et contenant la vésicule germinative. — Fig. 2. Portion du même œuf traité par l'acide acétique et montrant l'amphiaster parallèle à la surface. — Fig. 4. L'œuf avec les deux globules polaires et le pronucléus femelle (d'après Fol).

Des phénomènes semblables ont été observés dans l'œuf de plusieurs animaux appartenant aux différents embranchements; chez les cœlentères, les échinodermes, les mollusques, les vers, et récemment chez les poissons osseux par C. K. Hoffmann. On peut donc considérer la transformation de la vésicule germinative en globules polaires et en pronucléus femelle comme un fait général. Si cette transformation n'a pas encore été suivie chez les arthropodes et chez les vertébrés supérieurs, cela tient évidemment aux difficultés d'observation, l'œuf de ces animaux étant le plus souvent volumineux et opaque. Les observations incomplètes de Ed. Van Beneden, sur le lapin, permettent de supposer que chez les mammifères la vésicule germinative donne aussi naissance aux globules polaires et au noyau de l'œuf.

La disparition de la vésicule germinative et la formation des globules

polaires sont complètement indépendantes de la fécondation, bien que chez certains animaux elles puissent se produire indifféremment avant ou après le phénomène ; de plus, les globules polaires n'ont pas été observés jusqu'à présent dans les œufs méroblastiques, tels que ceux de la plupart des arthropodes, des poissons, des amphibiens, des reptiles et des oiseaux ; les œufs de certains poissons osseux font seuls exception, ainsi que l'ont constaté C. K. Hoffmann, Kingsley et Conn. Quant à la signification et au rôle des globules polaires, ils sont jusqu'ici à peu près complètement inconnus, et on peut dire qu'il y a à ce sujet autant d'opinions que d'auteurs.

Les premiers observateurs, entre autres Carus, qui découvrit les globules polaires dans l'œuf du limnée en 1828, ayant remarqué que ces corps se plaçaient dans le premier sillon de segmentation du vitellus, pensèrent qu'ils déterminaient l'orientation de ce sillon, d'où le nom de *corpuscules de direction* (Fritz-Müller) ou de *globules polaires* (Robin) qu'ils leur donnèrent.

Semper, Fol, Selenka voient dans les globules polaires le produit d'une sorte d'excrétion, par l'ovule, de matières devenues inutiles ; Fol les appelle pour cette raison *corpuscules de rebut*, et il désigne sous le nom d'*amphiaster de rebut*, la figure qui s'observe dans l'œuf au moment de la formation de ces corpuscules.

Rabl regarde les globules polaires comme des organes protecteurs, destinés à empêcher les cellules du pôle animal de l'œuf d'être comprimées contre la membrane vitelline ; d'après lui, en effet, le pôle animal se tourne toujours en haut, parce qu'il a une densité moindre que le pôle végétatif. Malheureusement pour la théorie de Rabl, il y a des animaux dans les œufs desquels le pôle animal est tourné en bas, et d'autres chez lesquels les globules polaires sont formés avant l'apparition de la membrane vitelline.

Ihering pense que l'expulsion de ces mêmes globules a pour but de diminuer la masse de la vésicule germinative, afin de la mettre en rapport avec le volume du noyau mâle, provenant de la transformation du spermatozoïde. De cette manière, l'élément femelle n'a pas dans l'œuf plus de prépondérance que l'élément mâle. Cette hypothèse ne repose sur aucun fait précis, et n'est pas plus acceptable que la précédente.

Pour Giard, les corpuscules polaires ne sont que des cellules rudimentaires, ayant une signification atavique. C'est à cette manière de voir que se range Balbiani ; se basant sur les faits qu'il a observés chez le

Chironomus, où il a vu les ovules primitifs se séparer du vitellus avant la segmentation, il pense que chez les autres animaux, les cellules polaires sont des éléments sexuels ancestraux, qui n'ont plus actuellement de signification.

Balfour fait remarquer que les globules polaires ne se forment pas dans les œufs des arthropodes et des rotifères, c'est-à-dire dans deux groupes chez lesquels on observe le plus souvent la parthénogénèse. Il croit que dans la formation des globules polaires « une portion des parties constituantes de la vésicule germinative, indispensable pour qu'elle fonctionne comme un noyau complet et indépendant, est rejetée pour faire place à l'accès des parties nécessaires, qui lui seraient rendues par le noyau spermatique. » L'œuf aurait en puissance la faculté de se développer par lui-même en un nouvel individu, mais l'absence de différenciation sexuelle étant préjudiciable à la vigueur du produit, la faculté de former des cellules polaires aurait été acquise par l'œuf dans le but exprès de l'amoindrir et de prévenir ainsi la parthénogénèse.

Enfin, récemment, Sedwig-Minot et Sabatier ont supposé que toute cellule est à la fois mâle et femelle ; lorsqu'une cellule se divise, chaque produit de division conserve sa double sexualité. Dans les éléments sexuels, il se fait une séparation entre la partie mâle et la partie femelle, et l'une d'elles est expulsée. Pour l'œuf, c'est l'élément mâle qui est rejeté sous forme de globules polaires (*génoblastes mâles* de Sedwig-Minot). Bütschli exprime une opinion à peu près semblable.

Quelle que soit de toutes ces hypothèses celle qu'on accepte, il reste acquis aujourd'hui que, chez le plus grand nombre des animaux, l'œuf, avant la fécondation, subit une modification importante ; son noyau, la vésicule germinative, se divise en suivant le même processus que le noyau d'une cellule ordinaire. Le vitellus se divise aussi en même temps, mais d'une manière tout à fait inégale, puisque l'un des produits de division est une petite cellule polaire, tandis que l'autre est l'œuf devenu fécondable et pourvu de son noyau femelle. Cette inégalité considérable dans les produits de la division est propre à la cellule-œuf.

Les données que nous ont fourni les recherches récentes des embryogénistes sur les phénomènes qui accompagnent l'union de l'élément mâle et de l'élément femelle dans l'acte intime de la fécondation, ne sont pas moins intéressantes que celles que nous possédons sur les transformations de la vésicule germinative.

Depuis les expériences de Spallanzani, de Prévost et Dumas, et les

observations de Bischoff sur l'œuf des mammifères, celles de Newport, Meissner, Nelson, Keber, etc., sur l'œuf des vers et des mollusques, on savait que les spermatozoïdes sont, dans la liqueur séminale, l'agent essentiel de la fécondation, et que ces éléments pénètrent dans l'œuf et y disparaissent. Mais on ignorait absolument le sort du spermatozoïde après son entrée dans l'œuf, et l'opinion la plus généralement admise était que l'élément mâle se dissolvait dans le vitellus.

Cependant déjà, en 1850, un auteur russe, Warneck, avait observé dans l'œuf du limnée et de la limace, après la fécondation, deux noyaux clairs ; il avait vu ces noyaux, d'abord éloignés, se rapprocher, puis se fusionner et former un noyau central unique, qui se divise au moment du fractionnement du vitellus. Warneck ne comprit pas la signification véritable de ces noyaux par rapport à la fécondation, et son travail passa inaperçu. L'un de ces noyaux nous est déjà connu, c'est le pronucléus femelle provenant de la vésicule germinative, l'autre est le noyau spermatique, comme nous le verrons bientôt. La présence de deux éléments nucléaires dans le vitellus après la fécondation, et avant la segmentation, fut constatée aussi plus tard par Weil, chez le lapin, mais cet auteur, comme Warneck, n'attache pas grande importance à ce fait.

Bütschli, puis Auerbach, retrouvèrent deux noyaux dans l'œuf de quelques nématodes, les virent se fusionner au centre du vitellus et donner le premier noyau de segmentation ; Auerbach remarqua de plus que l'un de ces noyaux se forme au point où le spermatozoïde est entré dans l'œuf. Depuis lors, un grand nombre de mémoires se sont rapidement succédé et ont conduit à des résultats à peu près identiques.

L'un des premiers en date est celui de E. Van Beneden, sur le lapin. L'auteur belge pense que le spermatozoïde, après son entrée dans le vitellus, s'y dissout et mêle sa substance à celle de la périphérie de l'œuf. Le vitellus, aussitôt après la fécondation, se divise en trois couches concentriques : une couche périphérique claire, une couche moyenne finement granuleuse, et une couche centrale grossièrement granuleuse et opaque. Bientôt, apparaît dans la zone périphérique un petit corps clair, arrondi, entouré d'un aster, c'est le *pronucléus périphérique*. En même temps, on voit au centre de l'œuf de petits corps irréguliers qui se fusionnent, et constituent le *pronucléus central*. Dans un travail plus récent, E. Van Beneden semble admettre que le pronucléus central provient de la vésicule germinative. Les deux pronucléus se rencontrent

au centre de l'œuf, et ils s'appliquent l'un sur l'autre : le pronucléus périphérique augmente de volume, tandis que l'autre diminue, et l'on n'observe plus qu'un noyau unique, qui est le premier noyau de segmentation. Ainsi, d'après E. Van Beneden, le pronucléus périphérique proviendrait d'un mélange de la substance du spermatozoïde avec celle de la périphérie du vitellus.

Les recherches d'O. Hertwig, de Fol et de Selenka, sur les échinodermes, ont donné des résultats beaucoup plus précis. Ces auteurs étant arrivés à des résultats à peu près identiques, nous suivrons, pour l'exposé du phénomène, la description donnée par Fol dans son travail sur l'étoile de mer (*Asterias glacialis*).

Le moment le plus favorable pour la fécondation, chez ces animaux, est une heure après la production du pronucléus femelle. L'œuf, à ce moment, est entouré d'une couche mucilagineuse, et le vitellus est dépourvu de membrane vitelline. Dès que l'œuf est en contact avec le liquide séminal, les spermatozoïdes s'attachent en grand nombre à sa

Fig. 5.

Fig. 6.

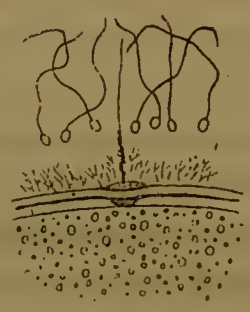

Fig. 7.

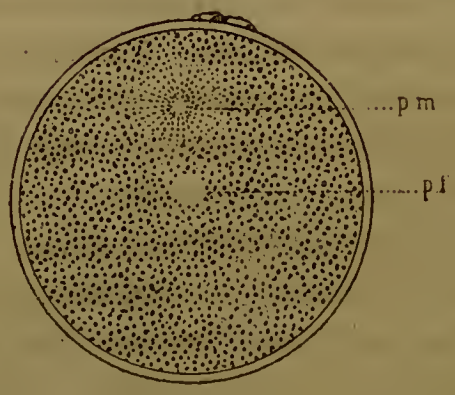

Fig. 8.

Fig. 5. Petite portion d'œuf d'étoile de mer (*Asterias glacialis*) montrant la formation du cône d'attraction. — Fig. 6. La même portion à un stade plus avancé. — Fig. 7. La même après la formation de la membrane vitelline. — Fig. 8. L'œuf au moment où le pronucléus mâle (*pm*) va se fusionner avec le pronucléus femelle (*pf*) (d'après Fol).

surface, et pénètrent dans la substance muqueuse qui la recouvre. La plupart ne vont pas plus loin, mais l'un d'eux devance les autres, et arrive à peu de distance de la surface du vitellus. Ce spermatozoïde paraît exercer une sorte d'attraction sur la substance périphérique du vitellus; celle-ci s'élève en une petite protubérance, qui forme bientôt une pointe, à laquelle vient se fixer la tête du spermatozoïde, et elle paraît l'attirer vers l'intérieur : c'est le *cône d'attraction*. Ce cône présente des formes très diverses. La queue du spermatozoïde perd sa motilité et demeure quelque temps visible après que la tête a été attirée dans l'œuf. A la place de la queue, apparaît une seconde protubérance, *cône d'exsudation*, qui est probablement formée par le mélange de la substance périphérique avec celle du filament. Ce cône prend successivement les formes les plus irrégulières et les plus variables, puis rentre dans le vitellus.

Dès que le spermatozoïde a pénétré dans le vitellus, la couche périphérique claire de ce dernier se condense autour du point de pénétration et forme une membrane à double contour, qui s'étend de proche en proche sur la surface du vitellus. C'est la véritable membrane vitelline ; dès qu'elle est formée, et sa formation est très rapide, elle ferme l'accès de l'œuf à tous les spermatozoïdes qui seraient en retard de quelques secondes sur le premier.

Le spermatozoïde peut entrer dans l'œuf par un point quelconque de sa surface. Bientôt, à l'endroit où a disparu le spermatozoïde, apparaît une petite tache claire, autour de laquelle se forme un aster; cette tache claire n'est autre chose que le pronucléus périphérique de Van Beneden; Fol lui donne le nom de *pronucléus mâle*, et Hertwig celui de *noyau spermatique*. Le petit aster s'avance dans le vitellus, pendant que ses rayons s'agrandissent dans la direction du pronucléus femelle. Lorsque les deux noyaux ne sont plus qu'à peu de distance l'un de l'autre, ils s'attirent réciproquement, et finissent par arriver en contact et se fusionner.

Hertwig, chez l'oursin, n'avait pas vu la pénétration du spermatozoïde, mais il avait constaté dans l'aster périphérique un petit corps réfringent, qu'il pensait être la tête du spermatozoïde.

Selenka, chez une autre espèce d'oursin, a vu la queue du spermatozoïde rester en dehors de l'œuf, la tête disparaître dans le vitellus, et le segment moyen se transformer en pronucléus mâle.

Il arrive quelquefois, généralement lorsque les œufs ont subi un commencement d'altération, que plusieurs spermatozoïdes pénètrent dans le

vitellus : dans ce cas, ils donnent tous naissance à un pronucléus mâle, et tous ces pronucléus se fusionnent avec le pronucléus femelle ; ordinairement la segmentation est alors irrégulière, et le développement s'arrête. Quand on réussit à pratiquer la fécondation sur des œufs qui ne sont pas encore complètement mûrs, et dont le pronucléus femelle n'existe qu'à l'état de petits noyaux disséminés, provenant de la vésicule germinative, on observe un fait assez curieux. Plusieurs spermatozoïdes pénètrent, en ce cas, dans l'œuf, et chaque pronucléus mâle se fusionne avec un fragment du pronucléus femelle ; il en résulte plusieurs noyaux de segmentation, et l'œuf, s'il se développe, donne un embryon monstrueux.

L'existence dans l'œuf fécondé de deux noyaux, l'un mâle, l'autre femelle, a été constatée chez plusieurs animaux appartenant aux différentes classes d'invertébrés, par les auteurs que nous avons déjà eu l'occasion de citer à propos de la disparition de la vésicule germinative.

Nos connaissances sur les phénomènes qui accompagnent la fécondation chez les vertébrés laissent encore beaucoup à désirer : cependant, outre les faits constatés par Van Beneden, chez le lapin, nous devons à Calberla, Kupffer et Benecke, et Hertwig, d'excellentes observations sur la fécondation de l'œuf des cyclostomes et des batraciens. Calberla, Kupffer et Benecke ont vu que dans l'œuf de la lamproie, au moment où le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf, le vitellus se rétracte, et qu'il reste à sa surface une protubérance qui, douée de mouvements amiboïdes, attire le spermatozoïde dans l'intérieur. Calberla a pu observer sur des coupes les deux pronucléus. Ceux-ci ont été vus aussi par Salensky, dans l'œuf du sterlet.

Chez les batraciens, déjà en 1870, Van Bambeke avait remarqué, après la fécondation, à la surface d'œufs d'axolotl, de triton, de grenouille, de crapaud, etc., la présence de petites dépressions, desquelles partaient des traînées de pigment qui s'enfonçaient dans le vitellus, et étaient terminées par une petite dilatation claire, renfermant un noyau, et entourée de lignes rayonnantes. Hertwig a constaté que ces traînées étaient dues à la pénétration de spermatozoïdes, et que la petite dilatation terminale renfermait un pronucléus mâle, qui se fusionnait avec un pronucléus femelle. Nous avons pu confirmer ces observations avec M. le professeur Balbiani. C.-K. Hoffmann a assisté, chez certains poissons osseux, *Scorpæna*, *Julis*, *Crenilabrus*, etc., à la formation du noyau spermatique et à sa conjugaison avec le noyau femelle.

Nous ne possédons aucune observation relative aux phénomènes intimes de la fécondation chez les poissons cartilagineux, les reptiles et les oiseaux. Quant aux mammifères, qui nous intéressent plus particulièrement, puisqu'on peut induire des faits constatés chez eux à ceux qui doivent se passer chez l'homme, ils ont été dans ces derniers temps l'objet de recherches spéciales de la part de Balbiani et de Rein.

M. le professeur Balbiani, que nous avons assisté dans toutes ses recherches sur le lapin, a constaté que presque aussitôt après la pénétration des spermatozoïdes dans l'œuf, on voit le vitellus s'éclaircir à son centre, tandis que la périphérie devient opaque et granuleuse. Bientôt, la couche périphérique se soulève en un point, sous forme de protubérance convexe, formée par du protoplasma homogène, hyalin. Cette protubérance paraît se former ordinairement vers le pôle où sont placés les globules polaires: elle est douée de mouvements amiboïdes plus ou moins énergiques, qui semblent comme la pétrir. Peut-être est-elle l'homologue de ce que Fol appelle le cône d'exsudation dans l'étoile de mer.

Les deux pronucléus sont visibles dans l'œuf, environ douze heures après l'accouplement, mais nous n'avons pu malheureusement assister au début de leur apparition. Ils se présentent comme deux vésicules claires, arrondies, renfermant des corpuscules réfringents : l'une d'elles est plus petite que l'autre; les deux noyaux se rapprochent l'un de l'autre et arrivent au contact au centre de l'œuf; quelque temps après, il n'y a plus qu'un seul noyau : le moment de la fusion nous a échappé.

Rein, en 1882, s'est occupé également de la fécondation chez le lapin et le cochon d'Inde. Il a constaté, comme la plupart des auteurs, que plusieurs spermatozoïdes pénètrent dans l'œuf; mais il pense qu'il n'y en a qu'un seul qui entre dans le vitellus. La queue de ce spermatozoïde se dissout rapidement, sa tête devient le noyau spermatique. Le noyau femelle se forme de bonne heure dans l'œuf, peut-être lorsque celui-ci est encore dans l'ovaire, et dériverait, suivant l'auteur, du noyau vitellin (vésicule de Balbiani). Les deux noyaux se dirigent l'un vers l'autre, et sont doués de mouvements amiboïdes lorsqu'ils sont au contact. La conjugaison aurait lieu assez près de la surface, et ils arriveraient ensuite, entourés d'un aster, au centre de l'œuf, où ils finissent par se fusionner.

Tous les auteurs, dont nous venons d'exposer rapidement les recher-

ches, sont d'accord pour faire persister dans le vitellus de l'œuf une partie du spermatozoïde, sous forme d'un élément morphologique, le noyau spermatique. Cette théorie, qui repose sur des faits d'observation incontestables, a rencontré cependant de très rares contradicteurs, parmi lesquels le plus autorisé est Ant. Schneider. Pour cet anatomiste, le spermatozoïde, après son entrée dans l'œuf, se dissout dans le vitellus : le noyau spermatique, dont il a cependant constaté souvent l'existence, prend naissance en un point excentrique de l'œuf, mais ne dérive pas directement du spermatozoïde; les asters qui s'observent autour du noyau femelle et du noyau spermatique sont des produits d'exsudation de la substance du noyau primitif de l'œuf. Nous ne nous attarderons pas à discuter les idées de Schneider qui sont en désaccord avec les faits si concordants établis par un grand nombre de biologistes des plus distingués.

En résumé, il paraît résulter des observations faites jusqu'à présent, qu'un seul spermatozoïde suffit pour féconder un œuf. Plusieurs spermatozoïdes peuvent cependant pénétrer dans l'œuf entre la membrane et la masse vitelline rétractée, comme cela se voit très bien chez les mammifères et les hirudinées; mais il est probable que dans ce cas il n'y a aussi qu'un seul spermatozoïde privilégié, le plus actif évidemment, qui pénètre dans le vitellus et devienne le pronucléus mâle ; les autres ne peuvent pas entrer, à cause de la membrane qui se forme à la surface du vitellus. Un phénomène semblable est connu depuis longtemps chez les végétaux, les algues, par exemple, où l'osphère fécondée s'entoure immédiatement d'une membrane de cellulose, de sorte que les anthérozoïdes ne peuvent plus y entrer. Le spermatozoïde, après avoir pénétré dans le vitellus, perd son filament caudal, sa tête se gonfle et devient le noyau mâle, qui va à la rencontre du noyau femelle, reste de la vésicule germinative, et se fusionne avec lui. On peut donc dire, avec Hertwig, que la fécondation consiste dans la fusion de deux noyaux différenciés. Flemming, ayant constaté que la tête du spermatozoïde est formée par la chromatine du noyau de la cellule dans lequel il a pris naissance, et d'autre part que le noyau femelle est constitué surtout par la majeure partie de la chromatine de la vésicule germinative, admet que l'acte intime de la fécondation est la fusion de la substance chromatique de l'élément mâle avec celle de l'élément femelle.

Chez les animaux à fécondation externe, tels que les échinodermes, la plupart des batraciens et des poissons osseux, le lieu et le moment de

a fécondation sont faciles à préciser; il n'en est pas de même des animaux à fécondation interne, comme les oiseaux et les mammifères. On admettait autrefois, avec Coste, que la rencontre des spermatozoïdes et de l'œuf se faisait dans l'ovaire. Les recherches de Kölliker, Weil, Hensen, Van Beneden, Tauber, Balbiani et Rein ont montré, que si la fécondation intra-ovarienne est possible quelquefois, elle doit être très rare, et que, normalement, c'est dans la première portion de l'oviducte qu'elle a lieu, aussi bien chez les oiseaux que chez les mammifères.

Nous avons constaté avec M. le professeur Balbiani, que chez la lapine, c'est généralement de dix à douze heures après l'accouplement qu'on trouve les premiers ovules fécondés. Ces ovules ont été rencontrés depuis les plis du pavillon de la trompe, jusque vers la partie moyenne de ce conduit. Quinze à vingt heures après le coït, les œufs sont généralement parvenus dans la partie inférieure et rétrécie des trompes, dans l'isthme, où ils s'entourent d'une couche d'albumine, et deviennent inaptes à être fécondés, lorsqu'ils ne l'ont pas été antérieurement. Chez la femme, on ne possède aucune donnée sur le lieu où s'opère la fécondation; il est probable qu'elle a lieu aussi dans la première portion des trompes, mais l'œuf, ne s'entourant pas de couches d'albumine comme celui du lapin, conserve peut-être plus longtemps la faculté d'être fécondé.

La durée de la vitalité des spermatozoïdes est très variable selon les espèces animales : tandis que chez la truite les spermatozoïdes expulsés de l'animal perdent dans l'eau leurs mouvements au bout de quelques secondes, ceux de l'abeille, dans le réservoir séminal de la femelle, continuent à vivre pendant plusieurs années. Les éléments séminaux des mammifères demeurent pendant assez longtemps dans les voies génitales de la femelle. Balbiani a trouvé des spermatozoïdes vivants dans les trompes d'une lapine vingt heures après le coït. Ed. Van Beneden, Benecke, Eimer, Fries ont vu que le sperme conserve ses propriétés, dans l'utérus des chauves-souris, pendant plusieurs mois. Les replis nombreux que forme la muqueuse dans la portion ampullaire de la trompe, qui fait suite au pavillon, constituent un véritable réceptacle séminal, dans lequel les spermatozoïdes conservent leur vitalité pendant longtemps, et attendent les œufs pour les féconder.

Après la fécondation, l'œuf redevient une véritable cellule ne possédant qu'un seul noyau ; pendant la segmentation, il se comporte comme une cellule qui se multiplie par division indirecte. On voit apparaître un amphiaster, un fuseau nucléaire, etc., et bientôt le vitellus se diviser

en deux moitiés, sphères de segmentation, dont chacune renferme la moitié du noyau. Chaque sphère de segmentation se comporte de même, et bientôt tout le contenu de l'œuf se trouve fragmenté en un grand nombre de petites cellules, aux dépens desquelles se constituera le blastoderme. Dans les œufs holoblastiques, c'est-à-dire dans ceux qui ne renferment qu'une très petite quantité de matériaux nutritifs, la segmentation est totale, égale ou inégale ; le contenu de l'œuf se divise d'abord en deux, puis en quatre, huit, etc., mais les produits de la division sont égaux, ou au contraire de volume différent. Dans les œufs méroblastiques, renfermant une grande quantité de substance nutritive qui sert ultérieurement au développement de l'embryon, une partie seule de l'œuf, le germe ou cicatricule, formé de matériaux plastiques, subit le fractionnement. Quel que soit le mode de segmentation, le processus est toujours le même ; le noyau de l'œuf fécondé, provenant de la fusion de deux noyaux, l'un venant du mâle, l'autre de la femelle, donne naissance par division successive aux noyaux de toutes les cellules de l'embryon. On peut donc dire, avec M. Balbiani, que le premier noyau de segmentation est un mélange de la matière du père et de celle de la mère, et que chaque noyau cellulaire du nouvel individu renferme des molécules de ce mélange ; ainsi peut s'expliquer la transmission des qualités des parents aux descendants.

BIBLIOGRAPHIE.

Waldeyer. — Eierstock und Ei. (Leipzig, 1870.)

Bütschli. — Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschrift f. wiss. Zool., XXIII, 1873.)

Grobben. — Zur Entwicklungsgeschichte d. Moïna rectirostris. Arbeit. a. d. zool. Institute. Wien, II, 1879.)

Balbiani. — Sur la signification des globules polaires des insectes. (C. R. Acad. d. sc., 1882.)

Nussbaum. — Zur Differenzirung des Geschlechts des Thierreich. Arch. f. mik. Anat., 1880.)

Fol. — Sur la formation des œufs des ascidiens. (Journal de micrographie. 1877). — Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les ascidiens et chez d'autres animaux. (C. R. Acad. d. sc., 1883.

Fol. — Sur l'œuf et ses enveloppes chez les tuniciers. (Recueil zoologique suisse, 1883.)

Cadiat. — De la formation chez l'embryon et chez l'adulte des vésicules de de Graaf. (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1881.)

Iwakava. — The genesis of the Egg in Triton. (Quat. Journ. of mic. Sc., 1882.)

Roule. — La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les phallusiadés. (C. R. Acad. d. sc., 1883.)

Sabatier. — Recherches sur l'œuf des ascidiens. (Revue des sc. nat., 2e série, II, 1883. C. R. Acad. d. sc., 1883.)

Van Bambeke. — Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. (Bull. acad. de Belgique, 1883.)

Balbiani. — Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf des géophiles. (Zoolog. Anzeiger, n° 155-156. 1883.)

— Leçons sur la génération des vertébrés. (Paris, 1879.) — Leçons sur la fécondation. (Journ. de micrographie, 1879-1881.)

Auerbach. — Organologische Studien. (Breslau, 1874.)

Bütschli. — Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. (Francfort, 1876.)

Strasburger. — Ueber Zelltheilung und Zellbildung. (Iena, 1876.)

Fol. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. (Genève, 1879.)

O. Hertwig. — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung des thierischen Eies. (Gegenbaur's. morph. Jahrbuch, I, III, IV, 1875, 77, 78.)

Balbiani. — Sur les phénomènes de la division cellulaire du noyau. (C. R. Acad. d. sc., 1876.)

Flemming. — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. (Leipzig, 1882.)

Henneguy. — Note sur la division cellulaire ou cytodiérèse. (Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. Congrès de la Rochelle, 1882.)

Ed. van Beneden. — La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères. (Bull. acad. de Belgique, XV, 1875.)

C.-K. Hoffmann. — Zur Ontogenie der Knochenfische. (Amsterdam, 1881.)

Rabl. — Ueber die Entwickelungsgeschichte der Malermuschel. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., X, 1876.)

Ihering. — Ueber die Entwik. von Helix. *Ibid.*, 1875.

Giard. — Sur la signification morphologique des globules polaires. (Assoc. fr. p. avanc. des sc. Congrès du Havre, 1877.)

Balfour. — Traité d'embryologie comparée. 1883.

Sedwig-Minot. — Sketsch of comparative Embryologie. (American naturalist, 1880, et Journal de micrographie, 1881.)

SABATIER. — Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général. (Montpellier, 1881.)

SELENKA. — Befruchtung und Theilung des Eies von Toxopneustes variegatus. (Erlangen, 1877. Leipzig, 1878.)

CALBERLA. — Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. (Zeitschr. f. wiss. Zool., XXX, 1878.)

KUPFFER et BENEKE. — *Id.* (Königsberg, 1878.)

SALENSKY. — Développement du sterlet. (Archives de biologie, 1881.)

VAN BAMBEKE. — Recherches sur l'embryologie des batraciens. (Bull. acad. de Belgique, 1876.)

HENSEN. — Ueber die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchen und Meerschweinchen. (His und Braun's Zeitsch. f. Anat. u. Entw., I, 1875.)

REIN. — Beiträge zur Kenntniss der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugethierei. (Arch. f. mik. Anat., XXII, 1882.)

Paris. — A. PARENT, imprimeur de la Faculté de médecine, A. DAVY, successeur, 52, rue Madame et rue Monsieur-le-Prince, 14.